doi:10.13866/j.azr.2018.05.17

古尔班通古特沙漠土壤种子库和幼苗的空间格局
——灌丛的“保护效应”①

张 盈[1,2]， 李 君[1]
(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830011;
2. 中国科学院大学,北京 100049)

摘 要: 荒漠生态系统中灌丛通过生境改造而对其周围植物产生“保护效应”,这种正交互作用是荒漠植物群落构建的重要驱动力。本文采用室内萌发法观测了古尔班通古特沙漠南缘不同沙丘部位梭梭冠下、冠缘和灌丛间地 3 种微生境土壤种子库,并调查了相同采样微生境自然条件下幼苗密度及物种组成,以探讨梭梭“保护效应”对其周围植物生活史早期阶段的影响。研究结果:① 土壤种子库和地上幼苗库中以一年生草本和短命植物占绝对优势。② 土壤种子库密度从梭梭冠下经冠缘至灌丛间地逐渐减小,在冠下、冠缘与灌丛间地分别为(689 ± 67)粒·m^{-2}、(578 ± 58)粒·m^{-2}、(350 ± 48)粒·m^{-2},梭梭灌丛对植物种子具有明显的聚集效应,但这种聚集效应在沙丘顶部不明显。③ 梭梭冠缘处自然条件下相对萌发率最高,为 61%,冠下和灌丛间地则差异不明显,表明灌丛覆盖对种子萌发的影响在灌丛中心至灌丛间地这一小尺度上具有分异,冠缘处植物从梭梭“保护效应”中获益最大。土壤种子库和幼苗库的空间格局表明,古尔班通古特沙漠梭梭通过对种子的聚集效应及对种子库萌发成苗的促进作用,对其冠下植物在萌发期这一生活史早期阶段具有明显的“保护效应”。研究结果对深入理解荒漠生态系统中种间正交互作用的发生机理具有重要意义。

关键词: 梭梭; 保护效应; 土壤种子库; 地上幼苗库; 微生境; 空间格局; 古尔班通古特沙漠

植物种间关系强烈影响着植物群落的结构与动态,是群落演替的重要驱动力[1-3]。长期以来,这种种间关系对群落集合的影响主要集中在以种间竞争为核心的种间负交互作用[4],近 30 a 的实验生态学表明,种间正交互作用对群落同样具有重要的生态与进化学意义,尤其在胁迫环境中,其中最典型的例子是干旱生态系统中灌木对草本层植物的“保护效应(nurse effect)”[5]。灌木的这种“保护效应”主要通过改变冠下微气候[6]、增加冠下土壤养分[7]、改变冠下土壤水分条件[8]、防止植物机械损伤[9]等多种机制来实现。在干旱生态系统中,水分[10]、养分[11]等是影响植被结构、功能的主要限制性因子,因而灌木对土壤水分、养分时空格局的改造是“保护效应”发生的关键过程[12]。灌丛的“保护效应”能通过多种机制影响其冠下植物生活史的每个阶段[5]。如灌丛可以直接截获种子,也可通过改变风速和风向而间接影响种子的扩散[13]。灌丛与灌丛间地在微气候、水分条件和土壤等方面往往有很大的差异,为其他物种(尤其是一年生草本)幼苗的存活与定居提供了有利的生境,可能使冠下种子被埋藏的几率增大,这又会反过来影响地上植物的种类和数量[14]。

古尔班通古特沙漠为典型温带荒漠生态系统,以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为建群种、草本植物稀疏分布其间。已有研究表明,梭梭冠下存在典型“肥岛”效应[7]、“湿岛”效应[15],梭梭这种生境改造作用不可避免地会对冠下草本植物群落结构与功能产生重要影响。研究发现,草本植物在梭梭冠缘附近生产力最高,远大于灌丛中心和灌丛间地[16],梭梭在荒漠生态系统中对冠下草本层植物具有显著的“保护效应”。“保护效应”中施惠者与受惠者的相互关系可能随不同物候期的生态生理需求以及环境的季节变化而变化,在某一阶段可能造成资源竞争或对受惠者形成干扰[17],其中施惠者对受惠者早

① **收稿日期:** 2017-12-10; **修订日期:** 2018-01-29
基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2013CB429905);国家自然科学基金项目(30700095)资助
作者简介: 张盈(1991-),女,在读硕士,主要从事植物生态学研究
通讯作者: 李君. E-mail: lijun@ms.xjb.ac.cn

期萌芽、定居、存活的影响尤为重要[18]。尽管梭梭的"保护效应"已得到认可,但从种子分布到萌芽这一早期生命阶段,梭梭如何影响冠下草本植物,目前认识尚少,从而限制我们对梭梭"保护效应"发生的机理性认识。本文研究了古尔班通古特沙漠梭梭周围土壤种子库的组成、大小和空间格局以及梭梭对冠下种子萌芽的影响,有助于进一步认识胁迫系统中种间正交互作用的发生机理及其对群落集合的影响,亦可为荒漠植被保护和恢复实践提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区地处古尔班通古特沙漠南缘,位于中国科学院阜康荒漠生态站(44°17′N,87°56′E)北约 10 km 处。研究区属于温带大陆性干旱气候,年平均气温 6~10 ℃,气候干燥,年降水量为 100~150 mm,蒸发潜力大于 2 000 mm;冬季降雪一般占全年降水的 30% 左右,积雪厚度一般在 20 cm 以上,通常 12 月初开始出现积雪,次年 3 月中下旬结束消融[19]。

地貌以树枝状沙垄为主,沙垄近南北走向,东坡陡西坡缓,相对高度 10~50 m,垄间距 150~500 m 不等,沙垄顶部普遍存在一定宽度的流动沙带。土壤以风沙土为主,占整个沙漠面积的 80% 以上。固定风沙土主要分布于固定沙丘、丘间地及沙垄中下部,半固定风沙土多分布于沙垄中部和中上部[20]。地表还发育有良好的生物结皮,沙垄顶部主要是流沙或微生物占优势的结皮,结皮平均厚度为 0.05~0.1 cm,覆盖度为 30%;沙垄上部出现脆而易损的藻结皮,偶见地衣结皮,结皮厚度在 0.1~0.5 cm,覆盖度为 48%;在沙垄的中下部逐渐出现发育较好的地衣、苔藓结皮,结皮厚度为 0.5~1.2 cm,覆盖度为 55%;丘间地结皮最为丰富,厚度可达 3~5 cm,覆盖度为 75.5%[21-22]。

研究区沙丘上部的流动、半流动沙面上,植被覆盖度为 10% 左右,在沙丘两坡中、上部,植被覆盖度为 15%~30%,在沙丘下部和丘间低地植被覆盖度最高,为 35% 以上[22]。建群种为梭梭(*H. ammodendron*),白梭梭(*H. persicum*)占据了沙丘中上部的位置,垄间低地和沙丘中下部分布有蛇麻黄(*Ephedra distachya*)群落。常见种有沙拐枣(*Calligonum leucocladum*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)、沙漠绢蒿(*Seriphidiam santolinum*)等多种荒漠植物。在春季还有短命、类短命植物分布,如尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrrhynchum*)、粗柄独尾草(*Eremurus inderiensis*)等[23]。

1.2 实验方法

1.2.1 土壤种子库采集 土壤种子库的取样于 2017 年 3 月进行,此时前一年进入土壤中的种子经历了雪被下自然冷藏过程,但尚未萌发,当年还没有新种子输入,因此,土样中包含短期土壤种子库和长期土壤种子库[24]。在研究区选取南北走向的丘间凹型横断面,分别在坡顶、背风坡、丘间地、迎风坡共 4 个坡位(图 1)随机选取大小相近的成年梭梭 5 株,共 20 株用于种子库取样。

在土壤种子库采样过程中,先从梭梭基部中心向东、南、西、北各设置一条样线。在每条样线上,相对于灌丛位置各设 3 个微生境采样点(图 2):冠下(离灌木中心或基径约 20 cm)、冠缘(树冠边缘在地表的垂直投影位置)、灌丛间地(距离冠缘 1.5 m 的空地)。在每个采样点上,取位于表层 5 cm 的土壤,面积为 15 cm×15 cm。共采取土样 240 个(4 坡位×4 个方向×3 个微生境×5 株重复)。取样时标记各样地位置,并尽量减少对地表的破坏,以便进一步开展地上植被调查。

1.2.2 土壤种子库测定 将所取土壤样品带回实验室,均匀平铺于高 15 cm、半径 20 cm的圆形花盆

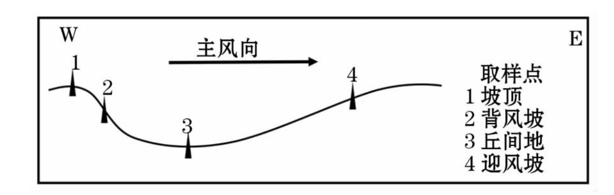


图 1 典型丘间断面取样位置示意图

Fig. 1 Sampling sites along an inter-dune profile

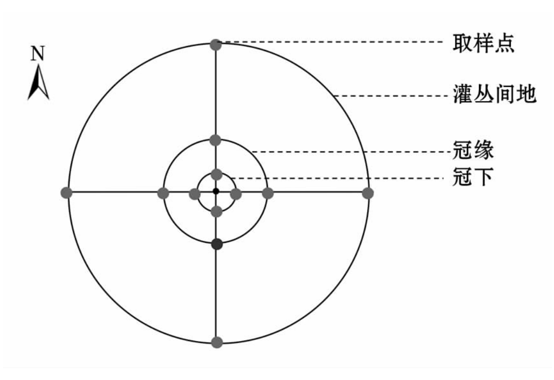


图 2 种子库采样点示意图

Fig. 2 Distribution of sampling sites for soil seed bank surrounding a sampled shrub

(底部铺有约5 cm厚、经高温灭活细砂),土样厚度为5 cm左右。采用萌发法测定土壤种子库的物种组成及丰富度。种子萌发试验在温室内进行,期间保持25 ℃恒温,全天光照,每天下午定时洒水使土壤保持充分供水状态,以保证尽可能多的种子萌发。试验期间每3 d记录1次种子萌发情况,已萌发幼苗长至叶片展开足以物种鉴别,判定生活型(乔木、灌木、多年生草本、一年生草本、短命植物等)[22]。并记录拍照,建立幼苗图谱库,以便于后期野外地上幼苗库调查时种苗鉴定。经统计后清除。观测4周后,连续观察1周不见新苗萌发,萌发试验随即结束。

1.2.3　地上幼苗库调查　在植物生长期5月对研究区进行地上幼苗调查,在这个阶段,种子已经萌发成苗,水分相对充足,死亡个体相对较少。在土壤种子库采样点周围设置30 cm×30 cm的样方,相对应共240个调查点。调查冠下、冠缘、灌丛间地所有新萌发幼苗组成及丰富度。

1.2.4　数据处理　土壤种子库密度和地上幼苗库密度按所取土样面积和调查面积,折算成每平方米萌发的幼苗数量。用野外实际观测幼苗数量与室内适宜水、热条件下种子萌发数量之比来表征野外自然条件下土壤种子库的相对萌发率。采用双因素方差分析检验微生境、坡位及其交互作用对土壤种子库密度和地上幼苗库密度影响的显著性。为进一步探讨微生境效应随沙丘坡位的变化,采用配对 t 检验对3种微生境的种子库与地上幼苗库两两对比进行差异性检验。所有统计分析均采用SPSS 21.0软件进行处理。

2　结果与分析

2.1　土壤种子库与地上幼苗库的物种组成

土壤种子库萌发实验统计有植物23种,隶属于11科,其中藜科植物最多,共7种,占种子库总物种数的30.43%;菊科植物5种,占种子库总物种数的21.74%;十字花科3种,占种子库总物种数的13.04%;其他还包括紫草科和禾本科有2种,石竹科、唇形科、牻牛儿苗科、大戟科和百合科各有1种。野外调查中地上幼苗库共统计39种,隶属13科,其中藜科植物8种,占幼苗库总物种数的20.51%;菊科、十字花科各7种,各占幼苗库总物种数的17.95%;紫草科和禾本科各3种;豆科、大戟科和百

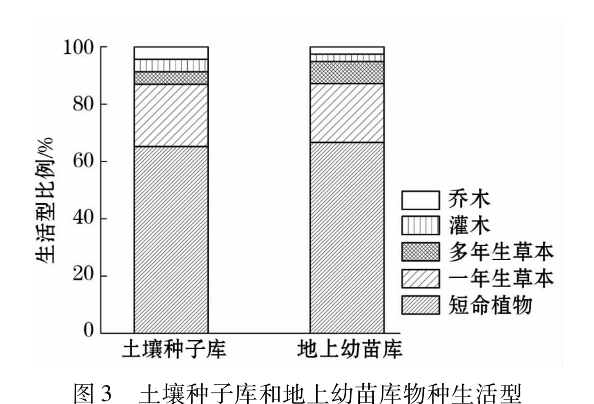


图3　土壤种子库和地上幼苗库物种生活型

Fig. 3　Life form compositions of soil seed bank and aboveground seedling bank

合科各2种,石竹科、罂粟科、牻牛儿苗科、唇形科各1种(表1)。

土壤种子库和地上幼苗库的物种生活型比例如图3所示,均以草本占绝对优势。具体而言,短命植物分别占土壤种子库和地上幼苗库物种总数的65.22%、66.67%,一年生草本分别为21.74%、20.51%,多年生草本分别为4.35%和7.69%。木本植物只观察到梭梭和沙漠绢蒿。土壤种子库密度总体平均为(513±35)粒·m^{-2},地上幼苗库密度为(261±13)株·m^{-2},幼苗密度比种子库密度低约50%,表明研究区植物种子萌发和存活明显受环境条件约束。相对而言,乔木和灌木在幼苗库中的比例明显低于种子库(图2),说明木本植物种子的萌发和幼苗存活比草本植物受环境约束更严重。总体而言,短命植物、一年生草本丰富度无论是在土壤种子库还是地上幼苗库中均占优势,表明古尔班通古特沙漠草本层植物对荒漠植物群落结构、物种多样性维持等方面具有重要的生态意义。

2.2　土壤种子库和地上幼苗库的空间格局

双因子方差分析(表2)表明,微生境和坡位对土壤种子库、地上幼苗库均具有极显著($P<0.01$)影响,两者交互作用对土壤种子库、地上幼苗库的影响不显著($P>0.05$)。相对灌丛位置而言,在冠下与冠缘、灌丛间地土壤种子库密度分别为(689±67)粒·m^{-2}、(578±58)粒·m^{-2}、(350±48)粒·m^{-2}。梭梭冠下土壤种子库密度与冠缘无显著差异,两者均显著($P<0.05$)高于灌丛间地(图4a)。相对沙丘横剖面位置而言,土壤种子库密度在坡顶最低,为(242±39)粒·m^{-2},依次显著($P<0.05$)低于背风坡[(730±88)粒·m^{-2}]、迎风坡[(655±83)粒·m^{-2}]、丘间地[(530±53)粒·m^{-2}]。对不

表 1 不同微生境土壤种子库和地上幼苗库物种组成

Tab. 1 Species composition of soil seed bank and aboveground seedling bank at different microhabitats

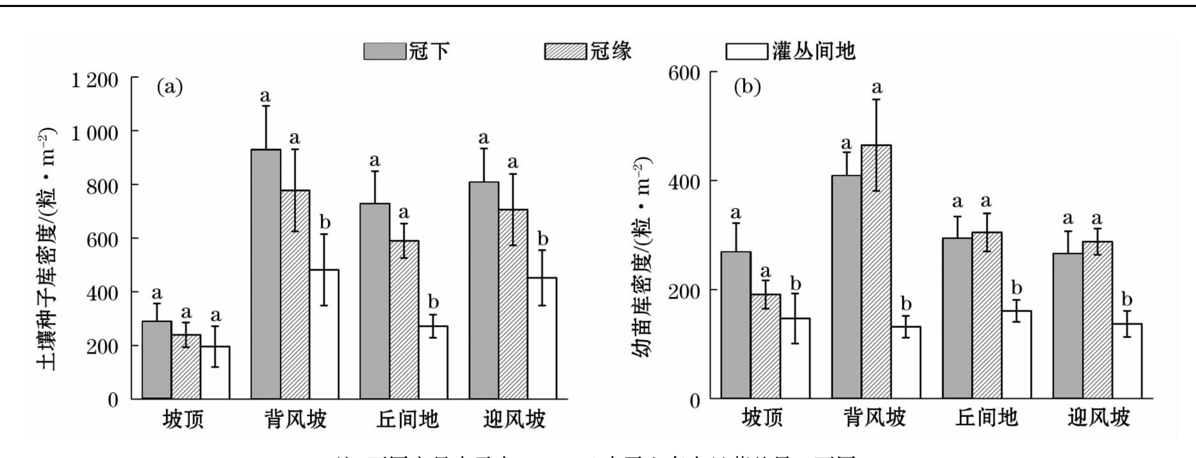
物种			生活型	土壤种子库			地上幼苗库		
				冠下	冠缘	灌丛间地	冠下	冠缘	灌丛间地
藜科	梭梭	*Haloxylon ammodendron*	乔木	√	√			√	
菊科	沙漠绢蒿	*Seriphidium santolinum*	灌木		√			√	
禾本科	羽毛三芒草	*Aristida pennata*	多年生草本						√
百合科	多根葱	*Allium polyrhizum*	多年生草本						√
菊科	飘带果	*Lactuca unduloata*	多年生草本	√	√	√	√	√	√
藜科	角果藜	*Ceratocarpus arenarius*	一年生草本	√			√	√	√
藜科	雾冰藜	*Bassia dasyphylla*	一年生草本		√		√	√	
藜科	倒披针叶虫实	*Corispermum lehmannianum*	一年生草本		√		√	√	
藜科	刺毛碱蓬	*Suaeda acuminata*	一年生草本			√	√		√
藜科	对节刺	*Horaninowia ulicina*	一年生草本					√	
藜科	尖翅地肤	*Kochia odontoptera*	一年生草本						√
十字花科	播娘蒿	*Descurainia sophia*	一年生草本	√	√		√		
豆科	弯果胡卢巴	*Trigonella arcuata*	一年生草本					√	
车前科	小车前	*Plantago minuta*	一年生草本				√	√	√
藜科	紫翅猪毛菜	*Salsola affinis*	短命植物	√	√				√
石竹科	沙生蝇子草	*Silene olgiana*	短命植物			√	√		
牻牛儿苗科	尖喙牻牛儿苗	*Erodium oxyrrhynchum*	短命植物	√	√	√	√		
大戟科	土大戟	*Euphorbia turczaninowii*	短命植物			√	√	√	
大戟科	沙戟	*Chrozophora sabulosa*	短命植物					√	
紫草科	假狼紫草	*Nonea caspica*	短命植物		√		√		√
紫草科	硬萼软紫草	*Arnebia decumbens*	短命植物	√					√
唇形科	小花荆芥	*Nepeta micrantha*	短命植物	√	√	√	√	√	√
菊科	琉苞菊	*Hyalea pulchella*	短命植物		√	√	√	√	√
菊科	黄花珀菊	*Amberboa turanica*	短命植物	√			√	√	√
菊科	疏齿千里光	*Senecio subdentatus*	短命植物				√		√
菊科	蓝刺头	*Echinops sphaerocephalus*	短命植物						√
藜科	早熟猪毛菜	*Salsola praecox*	短命植物						√
禾本科	齿稃草	*Schismus arabicus*	短命植物	√	√	√	√	√	√
禾本科	东方旱麦草	*Eremopyrum oriental*	短命植物	√	√	√	√	√	√
罂粟科	小花角茴香	*Hypecoum parviflorum*	短命植物					√	
十字花科	四齿芥	*Tetracme quadricornis*	短命植物						√
十字花科	四棱荠	*Goldbachia laevigata*	短命植物					√	
十字花科	涩荠	*Malcolmia africana*	短命植物						√
十字花科	丝叶芥	*Leptaleum filifolium*	短命植物					√	
十字花科	条叶庭荠	*Alyssum linifolium*	短命植物	√	√	√	√	√	√
十字花科	宽翅菘蓝	*Isatis violascens*	短命植物			√	√		√
豆科	尖舌黄芪	*Astragalus oxyglottis*	短命植物					√	
菊科	细叶鸦葱	*Scorzonera pusilla*	类短命植物	√	√	√	√	√	√
百合科	粗柄独尾草	*Eremurus inderiensis*	类短命植物	√	√	√		√	√

表 2 微生境和坡位对土壤种子库和地上幼苗库影响的双因子方差检验

Tab. 2 Bivariate variance test for the effects of microhabitat and landform position on soil seed bank and aboveground seedling bank

因素	微生境		坡位		微生境×坡位	
	F	P	F	P	F	P
土壤种子库	11.482	<0.01	9.895	<0.01	0.643	0.696
地上幼苗库	20.026	<0.01	5.328	<0.01	2.117	0.052

注：不同字母表示在 $P<0.05$ 水平上存在显著差异。



注:不同字母表示在 $P<0.05$ 水平上存在显著差异。下同。

图 4 不同坡位上不同微生境土壤种子库密度(a)和地上幼苗库密度(b)的比较

Fig. 4 Compared results of the densities of soil seed bank and aboveground seedling bank among different microhabitats at varying landform positions

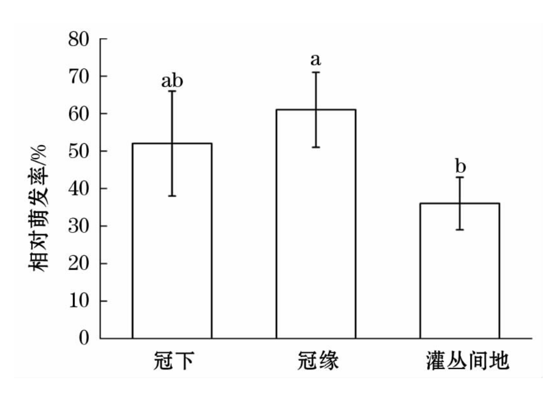


图 5 不同微生境自然条件下种子库相对萌发率

Fig. 5 Field germination rates at different microhabitats

同坡位的微生境进一步对比分析表明,微生境对土壤种子库和地上幼苗空间格局的效应随坡位变化而有所差异。如图 4a 所示,坡顶土壤种子库密度在不同微生境间无显著差异($P>0.05$),在其他坡位中冠下、冠缘位置均显著高于($P<0.05$)灌丛间地。以上研究结果表明,梭梭灌丛对土壤种子库具有明显的聚集效应,但这种聚集效应在沙丘顶部不明显。地上幼苗密度呈现类似土壤种子库的空间格局,在冠下与冠缘、灌丛间地土壤种子库密度分别为(305 ± 23)粒·m^{-2}、(313 ± 28)粒·m^{-2}、(156 ± 15)粒·m^{-2}。在不同坡位,梭梭冠下幼苗库密度与冠缘无显著差异,两者均显著($P<0.05$)高于灌丛间地(图 4b)。

野外自然条件下土壤种子库的相对萌发率结果如图 5。梭梭冠缘种子库萌发率最高,为 61%,显著高于灌丛间地($P<0.05$),而冠下与冠缘、灌丛间地的差异均不显著($P>0.05$)。表明梭梭对冠缘位置种子库萌发成苗的促进作用最大。

3 讨论与结论

土壤种子库分布受种子特征、传播途径及下垫面特征的综合影响[25]。研究区土壤种子库的组成以一年生草本和短命植物为主(图 2),这些植物种子较小[26],有些带有鞭毛(如尖喙牻牛儿苗)或膜翅(如碱蓬、猪毛菜),均为风媒扩散种子的典型特征。风在经过灌丛时会在冠幅下形成一个低风速的区域[27],随风传播的种子因风动能减弱而沉降,因此较多的种子在风速较低的冠下聚集。与科尔沁沙地[13]、美国西部 Sonoran[24] 荒漠等荒漠生态系统对土壤种子库的研究存在共性,荒漠生态系统以显著的空间异质性为特征,土壤种子库受植被斑块的影响在空间分布上呈高度异质性[23],表现为种子在冠下聚集。但在本研究中,灌丛对种子的聚集效应在坡顶不明显(图 3),这与风力作用下沙丘横断面上的侵蚀–堆积过程有关。由于地貌效应,风力自沙丘迎风坡往坡顶逐步加强,到坡顶达到最大[28]。在这种强风蚀外力作用下,沙丘坡顶稀疏的梭梭树冠截获种子的机率也相对较小;同时,坡顶风力增加,将会加剧下垫面的侵蚀,不利于坡顶处冠下种子截获、掩埋,从而造成坡顶冠下、灌缘及灌丛间地,土壤种子库无显著差异的格局。

种子进入土壤种子库后能否萌发以及幼苗能否成活受制于环境的筛选作用[29],如光照强度、温度、水分等环境因子会直接影响种子萌发和幼苗成活。对比梭梭周围不同微生境种子库密度和幼苗密度,结果发现冠缘位置自然条件下相对萌发率最高,与

冠下位置无明显差异,但显著高于灌丛间地(图5)。多数研究表明,这种格局与梭梭树冠遮蔽效应对微生境的改造有关[9,24,30]。通常荒漠生态系统中灌木树冠的遮蔽效应通过减少太阳辐射、缓冲温度昼夜变化、减少水分蒸发等途径改善灌丛覆盖区微生境,有利于植物的种子萌发及幼苗生长。古尔班通古特沙漠作为典型冷沙漠(cold desert),融雪后的种子萌发期气温尚低,此时太阳辐射和温度对早春一年生草本和短命植物的萌发及存活更为重要。梭梭冠下靠基部附近受树冠遮蔽效应最强,即使在早春梭梭冠下可获得更多融雪水补给[15],但土壤水分富集带来的正效应不能补偿树冠遮蔽降低太阳辐射和土壤温度带来的负效应,使冠下位置相对萌发率与冠缘、灌丛间地都无显著差异(图5),梭梭对冠下位置草本植物的影响可能为中性。而灌丛边缘植物受树冠遮蔽效应相对较弱,亦能通过灌丛"湿岛效应"[15]获取相对充分水分,导致幼苗密度相应最高。但同样在科尔沁沙地,尤其在流动沙地,降水容易入渗到较深土壤层被深根系"护主"利用,浅层土壤水分相对较低,灌丛的遮蔽效应不能补偿浅根系幼苗水分利用较低带来的负效应,导致灌丛对幼苗的存活定居的影响最终表现为负相互作用[13]。幼苗格局最终表现结果的不一致,是由于荒漠生态系统中"保护效应"同时存在正、负效应,并且随着时间、地点等发生变化[31],两者的净效应主要通过它们之间相互关系的大小来展现[32]。在本研究中,两者的净效应从灌丛中心至灌丛间地这一小尺度上存在分异,冠缘处植物获益最大。

综上所述,土壤种子库和幼苗库的空间格局充分表明,古尔班通古特沙漠梭梭对其冠下草本层植物在种子萌发期这一关键生活史阶段具有明显的"保护效应"。被树冠截获而聚集在梭梭灌丛周围的植物种子比灌丛间地具有更高的萌发率,因而梭梭的"保护效应"在群落水平上对物种多样性和物种丰富度具有促进作用。此外,梭梭通过"肥岛效应"[7]、"湿岛效应"[15]可为其周围草本植物在生长季提供更好的水分和养分条件,从而提高群落生产力。事实上,梭梭的"保护效应"反映的是梭梭对草本层植物正、负面作用权衡后的净效应,两者的权衡从灌丛中心向灌丛间地这一小尺度上发生分异。

研究结果有助于我们深入理解荒漠生态系统中种间正交互作用的发生机理。

参考文献(References):

〔1〕 Grime J P. Plant Strategies and Vegetation Processes〔M〕. Wiley, 1979.

〔2〕 Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.〔J〕. Bulletin of Mathematical Biology, 1988, 51(3): 409-411.

〔3〕 Callaway R M. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities〔M〕. Springer Netherlands, 2007.

〔4〕 Brooker R, Maestre F, Callaway R, et al. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future〔J〕. Journal of Ecology, 2008, 96(1): 18-34.

〔5〕 Filazzola A, Lortie C J. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants〔J〕. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(12): 1 335-1 345.

〔6〕 Gómez-Aparicio L. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems〔J〕. Journal of Ecology, 2009, 97(6): 1 202-1 214.

〔7〕 Li J, Zhao C, Zhu H, et al. Effect of plant species on shrub fertile island at an oasis-desert ecotone in the South Junggar Basin, China〔J〕. Journal of Arid Environments, 2007, 71(4): 350-361.

〔8〕 Prieto I, Armas C, Pugnaire F I. Water release through plant roots: New insights into its consequences at the plant and ecosystem level〔J〕. New Phytologist, 2012, 193(4): 830-841.

〔9〕 Franco A C, Nobel P S. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of Cacti〔J〕. Journal of Ecology, 1989, 77(3): 870-886.

〔10〕 王新平,张志山,张景光,等. 荒漠植被影响土壤水文过程研究述评〔J〕. 中国沙漠, 2005, 25(2): 196-201. 〔Wang Xinping, Zhang Zhishan, Zhang Jingguang, et al. Review to researches on desert vegetation influencing soil hydrological process〔J〕. Journal of Desert Research, 2005, 25(2): 196-201.〕

〔11〕 瞿玉龙,杨小鹏,张存涛,等. 干旱、半干旱地区天然草原灌木及其肥岛效应研究进展〔J〕. 草业学报, 2015, 24(4): 201-207. 〔Qu Yulong, Yang Xiaopeng, Zhang Cuntao, et al. Shrub-mediated "fertile island" effects in arid and semi-arid〔J〕. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(4): 201-207.〕

〔12〕 Moro M J, Pugnaire F I, Haase P, et al. Mechanisms of Interaction between a *Leguminous* shrub and its understorey in a semi-arid environment〔J〕. Ecography, 2010, 20(2): 175-184.

〔13〕 Li F R. Presence of shrubs in uences the spatial pattern of soil seed banks in desert herbaceous vegetation〔J〕. Journal of Vegetation Science, 2008, 19(8): 537-548.

〔14〕 Koyama A, Sasaki T, Jamsran U, et al. Shrub cover regulates population dynamics of herbaceous plants at individual shrub scale on the Mongolian steppe〔J〕. Journal of Vegetation Science, 2015, 26(3): 441-451.

〔15〕 杨艳凤,周宏飞,徐利岗,等. 古尔班通古特沙漠原生梭梭根区土壤水分变化特征〔J〕. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1 711-1 716. 〔Yang Yanfeng, Zhou Hongfei, Xu Ligang, et al. Dynamic

variations of soil moisture in *Haloxylon ammodendron* root zone in Gurbantunggut Desert〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011,22(7):1 711 –1 716.〕

〔16〕 Li J, Zhao C Y, Song Y J, et al. Spatial patterns of desert annuals in relation to shrub effects on soil moisture〔J〕. Journal of Vegetation Science, 2010, 21(2):221 –232.

〔17〕 Barnes P W, Archer S. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? 〔J〕. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(4):525 –536.

〔18〕 Liczner A R, Sotomayor D A, Filazzola A, et al. Germination response of desert annuals to shrub facilitation is species specific but not ecotypic〔J〕. Journal of Plant Ecology, 2016, 10(2):364 – 374.

〔19〕 周宏飞,李彦,汤英,等. 古尔班通古特沙漠的积雪及雪融水储存特征〔J〕. 干旱区研究,2009,26(3):312 –317.〔Zhou Hongfei, Li Yan, Tang Ying, et al. The characteristics of the snow-cover and snowmelt water storage in Gurbantunggut Desert〔J〕. Arid Zone Research, 2009, 26(3):312 –317.〕

〔20〕 季方,樊自立,赵贵海. 新疆两大沙漠风沙土土壤理化特性对比分析〔J〕. 干旱区研究,1995,12(1):19 –25.〔Ji Fang, Fan Zili, Zhao Guihai. Comparison of the physical-chemical characteristics of Aeolian soils in the Taklamakan Desert and the Gurbantunggut Desert〔J〕. Arid Zone Research, 1995, 12(1):19 –25.〕

〔21〕 庄伟伟,张元明. 生物结皮对荒漠草本植物群落结构的影响〔J〕. 干旱区研究,2017,34(6):1 338 –1 344.〔Zhuang Weiwei, Zhang Yuanming. Effect of soil microbiotic crust on plant community in the Gurbantunggut Desert〔J〕. Arid Zone Research, 2017, 34(6):1 338 –1 344.〕

〔22〕 陈亚宁,李卫红,张元明,等. 新疆古尔班通古特沙漠生物结皮在沙丘尺度的生态与环境解释〔J〕. 自然科学进展,2005, 15(10):1 211 –1 216.〔Chen Yaning, Li Weihong, Zhang Yuanming, et al. Ecological and environmental explanation of microbiotic crusts on sand dune scales in the Gurbantonggut Desert, Xinjiang〔J〕. Progress in Natural Science, 2005, 15(12):1 211 –1 216.〕

〔23〕 张立运,陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点〔J〕. 生态学报,2002,22(11):1 923 –1 932.〔Zhang Liyun, Chen Changdu. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Desert〔J〕. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(11): 1 923 –1 932.〕

〔24〕 Franco A C, Nobel P S. Interactions between seedlings of Agave Deserti and the nurse plant Hilaria Rigida〔J〕. Ecology, 1988, 69(6):1 731 –1 740.

〔25〕 李秋艳,赵文智. 干旱区土壤种子库的研究进展〔J〕. 地球科学进展,2005,20(3):350 –358.〔Li Qiuyan, Zhao Wenzhi. Advances in the soil seed bank of arid regions〔J〕. Advances in Earth Science, 2005, 20(3):350 –358.〕

〔26〕 王琳,刘彤,韩志全,等. 古尔班通古特沙漠植物种子大小变异的空间格局〔J〕. 生态学报,2014,34(23):6 797 –6 806.〔Wang Lin, Liu Tong, Han Zhiquan, et al. Variations and spatial distribution pattern of seed mass in the Gurbantunggut Desert〔J〕. Acta Ecologica sinica, 2014, 34(23):6 797 –6 806.〕

〔27〕 凌裕泉,屈建军,金炯. 稀疏天然植被对输沙量的影响〔J〕. 中国沙漠,2003,23(1):12 –17.〔Ling Yuquan, Qu Jianjun, Jin Jiong. Influence of sparse natural vegetation on sand-transporting quantity〔J〕. Journal of Desert Research, 2003, 23(1):12 –17.〕

〔28〕 哈斯,董光荣,王贵勇. 腾格里沙漠东南缘沙丘表面气流与坡面形态的关系〔J〕. 中国沙漠,1999,19(1):1 –5.〔Ha Si, Dong Guangrong, Wang Guiyong. Near-surface airflow and slop morphology of Dunes in southeastern Tengger Desert〔J〕. Journal of Desert Research, 1999, 19(1):1 –5.〕

〔29〕 Finchsavage W E, Leubnermetzger G. Seed dormancy and the control of germination〔J〕. New Phytologist, 2006, 171(3):501 – 513.

〔30〕 Belsky A J, Amundson R G, Duxbury J M, et al. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semiarid savanna in Kenya〔J〕. Journal of Applied Ecology, 1989, 26(3):1 005 –1 024.

〔31〕 Armas C, Pugnaire F I. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community〔J〕. Journal of Ecology, 2005, 93(5):978 –989.

〔32〕 Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities〔J〕. Ecology, 1997, 78(7):1 958 –1 965.

Spatial Patterns of Soil Seed Bank and Seedlings in the Gurbantunggut Desert: The Nurse Effect of Shrubberies

ZHANG Ying[1,2], LI Jun[1]

(1. *State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology*, *Xinjiang Institute of Ecology and Geography*, *Chinese Academy of Sciences*, *Urumqi* 830011, *Xinjiang*, *China*;
2. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*)

Abstract: Known as the "nurse effect", shrubberies in desert ecosystem of ten benefit understory plants through microhabitat amelioration, and they are the typical facilitation structuring plant communities in desert. In this study, the germination method was used to investigate the soil seed bank at three microhabitats relative to the individuals of the dominant shrub species *Haloxylon ammodendron*, i. e., under shrubbery, shrubbery periphery and inter-shrubbery open area, across an area between two dunes in the southern marginal zone of the Gurbantunggut Desert. Field seedlings close to the soil seed bank sampled at the microhabitats were also investigated in spring. Our aims were to explore the nurse effect of *H. ammodendron* on the understory plants at early stage of the life history. The results showed that the soil seed bank and aboveground seedling bank were dominated by annuals and ephemerals. Density of the soil seed bank decreased gradually away from the shrubbery core (689 ± 67 seed · m^{-2}) to the periphery (578 ± 58 deed · m^{-2}) and to the inter-shrubbery open area (350 ± 48 seed · m^{-2}), showing an enrichment effect of shrub seeds. However, this effect was not significant at the dune crest. Germination rate of soil seed bank was the highest at the shrubbery periphery (61%), but the difference between the shrubbery core and inter-shrubbery open area was not significant, which indicated that there was a fine-scale zonation of the shrubbery effect on germination from shrubbery core to inter-shrubbery open area. Correspondingly, the nurse effect of seedlings from *H. ammodendron* was the highest at shrubbery periphery. Through aggregating seeds and promoting seedling settling, *H. ammodendron* has a significant nurse effect on the understory plants in the Gurbantunggut Desert at the early stage of life history. Our findings provide the insights into the occurrence mechanism of interspecific positive interactions in arid ecosystems.

Key words: *Haloxylon ammodendron*; nurse effect; soil seed bank; aboveground seedling bank; microhabitat; spatial pattern; Gurbantunggut Desert